

## Aspects biométriques et biochimiques de la croissance de l'huître *Crassostrea virginica* en élevage suspendu à Solomons (Baie de Chesapeake)

Philippe GOULLETQUER <sup>1</sup>, Jean PROU <sup>2</sup> et Maurice HÉRAL <sup>2</sup>

### ABSTRACT

**Growth and proximate biochemical composition of the Eastern oyster *Crassostrea virginica* by using suspended culture at Solomons (Chesapeake Bay)**

Growth and proximate biochemical composition of the American oyster *Crassostrea virginica* were studied in the Patuxent river (Maryland), located in the middle reach of the Chesapeake bay (U.S.A.). The effects of stocking densities and environmental variables (depth, temperature) were examined in 1989-1990 on oyster population by using off-bottom culture. No significant density effect was observed on the shell growth, which is described by using a seasonally oscillating function. In contrast, the meat growth and the proximate biochemical composition were both affected by the stocking density and the depth location. The variability of the resulting effects was observed based on a seasonal trend. Different hypothesis mainly related to environmental conditions (food availability, current speed) are presented. Study implications on the oyster management in the Chesapeake bay are discussed.

### RÉSUMÉ

La croissance et la composition biochimique de l'huître américaine *Crassostrea virginica* sont étudiés dans la rivière Patuxent, située dans la partie médiane de la baie de Chesapeake (U.S.A.). L'effet de la densité et de la profondeur d'élevage ainsi que de la température sont testés en 1989 et 1990 sur une population d'huîtres en élevage suspendu. La croissance de la coquille ne montre pas d'effet significatif de la densité d'élevage. Un modèle de la croissance en longueur avec oscillation saisonnière est établi. Les effets de la densité et de la profondeur sur l'évolution du poids de chair sèche et des composants biochimiques mettent en évidence une tendance saisonnière. Différentes hypothèses (quantité et qualité de la nourriture, effet de la vitesse du courant) sont présentées. Les implications de ces résultats sur l'aménagement de la baie de Chesapeake dans le cadre d'une réhabilitation de l'huître sont discutées.

### INTRODUCTION

La baie de Chesapeake s'étend sur plus de 300 km du Nord au Sud et 550000 hectares. Historiquement, la pêcherie de l'huître *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) est la plus importante de la baie. Une analyse des données historiques a individualisé une période de forte production de 1840 à 1890 (Héral *et al.*, 1990). La production a dépassé 600 000 tonnes pour le seul état du

<sup>1</sup> Chesapeake Biological Laboratory, CEES, Box 38, Solomons, MD 20688, (USA); adresse actuelle: I.F.R.E.M.E.R., Ressources Aquacoles, BP 32, 14520 Port-en-Bessin (France).

<sup>2</sup> I.F.R.E.M.E.R., LABEIM, BP 133, 17390 La Tremblade, (France)

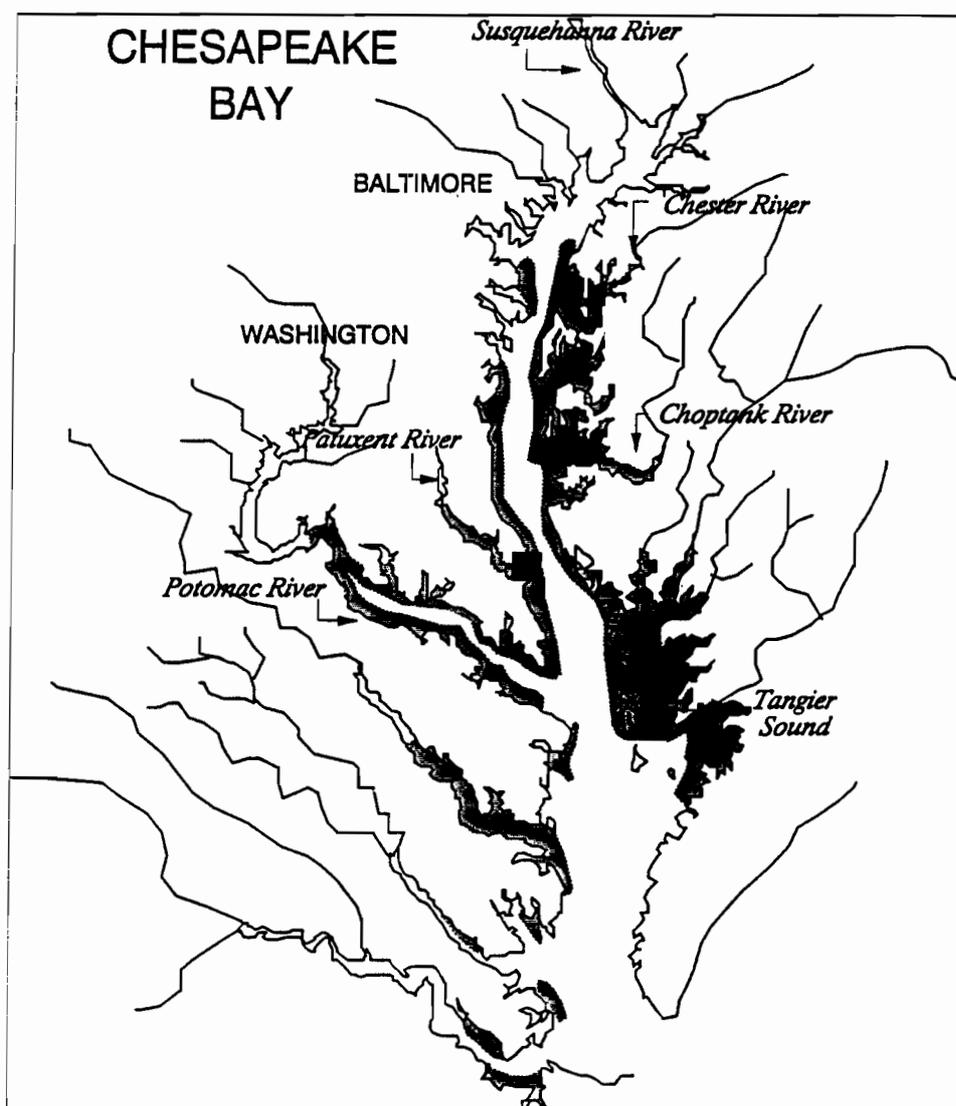


Figure 1. Localisation du site expérimental.

Maryland, accompagnée d'une surpêche et d'une destruction des bancs naturels. Après une deuxième période (1900-1980) de décroissance puis de stabilité de la production (80 000 tonnes), la période récente (1981-1991) montre un déclin très net de la production caractérisée par des mortalités occasionnées par l'apparition de deux parasites *Haplosporidium nelsoni* (MSX) et *Perkinsus marinus* (Dermo disease) et par la dégradation de la qualité des eaux de la baie.

Depuis 1961, afin de favoriser l'amélioration du recrutement, le Department of Natural Resources du Maryland immerge chaque année 200 000 tonnes de coquilles d'huîtres fossiles dans des zones de captage. L'envasement de ces bancs reconstitués, les mortalités enregistrées à la repêche, la prédation par le crabe bleu et la surpêche de la part des professionnels n'ont pas permis de retrouver les niveaux antérieurs de production. Aussi, depuis 1983, un programme de recherche a été développé au Chesapeake Biological Laboratory (C.B.L.) afin d'évaluer puis d'optimiser l'aménagement et, si nécessaire, de proposer des alternatives. L'estimation des stocks et l'influence des facteurs du milieu sur le recrutement sont les deux premiers volets de ce programme. Enfin, des

expérimentations in-situ ont été menées en 1989 et 1990 avec pour objectifs la détermination des paramètres qui contrôlent les performances de croissance et de survie des populations d'huîtres: effet profondeur et effet densité pour une population située dans un environnement eutrophe. L'ensemble du programme doit donc permettre aux aménageurs de s'appuyer sur un modèle biologique de dynamique du stock existant afin de reconsidérer les programmes de recrutement, de repeuplement et de mettre en place une stratégie d'implantation d'une aquaculture aujourd'hui inexistante.

Ce travail préliminaire est limité à un seul site sur les trois testés et propose les traitements statistiques nécessaires à la description de l'évolution temporelle des paramètres de la croissance du point de vue biométrique et biochimique.

## MATERIELS ET METHODES

Le site expérimental choisi se situe devant le C.B.L. à Solomons Island dans la partie médiane de la baie de Chesapeake (Fig.1). La profondeur est d'environ 8 mètres et le marnage de 1 mètre. Compte tenu des problèmes d'échantillonnage résultant des faibles densités d'huîtres sur les bancs naturels et de l'activité professionnelle sur les bancs de repeuplement, le protocole choisi est basé sur les techniques d'élevages suspendus de population contrôlée. Ce protocole suit les expérimentations préalables de Beaven (1950, 1953), Shaw (1966, 1972), Abbe (1987), Paynter et Dimichele (1990).

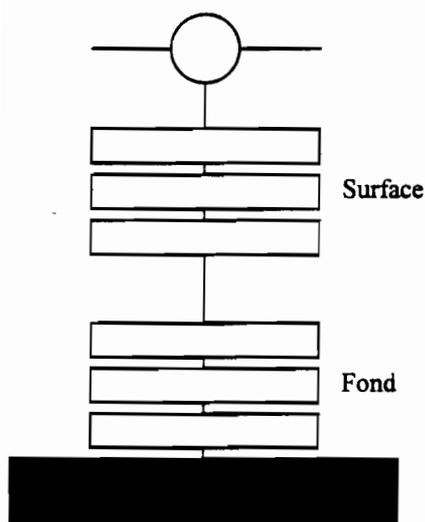


Figure 2. Dispositif expérimental.

Un stock de 20 000 huîtres a été dragué en Juillet 1989 sur un banc naturel situé à proximité du site choisi, à l'embouchure de la rivière Patuxent. La population est répartie selon trois classes de taille. Le naissain de 1988, d'une taille de  $40 \pm 8$  mm est aisément identifié par l'absence de fouling et l'aspect de la coquille. En l'absence de tout critère d'âge, les huîtres restantes sont séparées en taille inférieure ou supérieure à la taille commercialisable (76 mm). Les lots d'huîtres de taille moyenne sont situés dans des casiers plastique de type «PLENO». Un lot est placé à un mètre sous la surface et l'autre à un mètre du fond. Pour chaque profondeur trois densités d'élevage sont testées : 220, 360, et 660 huîtres.m<sup>-2</sup>. La figure 2 montre le protocole utilisé pour la mise en place de l'élevage. Deux lots d'huîtres juvéniles (taille moyenne 40 mm) sont placés selon le même protocole à une densité de 360.m<sup>-2</sup>. La croissance d'huîtres de taille commercialisable est étudiée sur un seul lot placé en surface suite à la faible abondance de cette classe d'âge. Après la mise en élevage en Juillet 1989, 13 séries de mesures sont effectuées jusqu'à la fin de l'expérience en Juillet 1990.

### *Croissance en longueur*

A chaque date de mesure, les mêmes 30 animaux sont mesurés sur la longueur définie comme la plus grande distance séparant l'umbo du bord opposé de la coquille, perpendiculairement à l'axe de la charnière. Après la mesure, les huîtres sont replacées dans le casier d'élevage. Seule la mesure de longueur est effectuée, le fouling interdisant toute mesure pondérale. La longueur est aussi utilisée pour définir la taille minimale de commercialisation, ce qui justifie l'emploi de cette variable pour l'établissement d'un modèle de croissance même si le poids total est généralement plus significatif pour décrire la biologie de l'espèce.

### Constituants biochimiques de la chair

Les séries de mesure sont espacées de 15 jours pendant la période de reproduction et d'un mois après octobre. Les mesures sont effectuées sur les lots de surface et de fond pour la seule densité moyenne de 360 individus par m<sup>2</sup>. A chaque date, un échantillon de 10 animaux est prélevé, ramené au laboratoire et placé 24 heures dans de l'eau du milieu filtrée (1 mm) afin de vider le tractus digestif de l'huître.

Sur chaque huître, la mesure de la longueur et du poids total est effectuée. Après ouverture, le poids de chair fraîche est déterminé. La chair est lyophilisée pendant 36 heures et pesée au centième de milligramme. Une fraction du poids sec est prélevée pour l'analyse des composants biochimiques. Le poids de la coquille est estimé après séchage à 60°C pendant 24 heures.

Le dosage des protéines est effectué par la méthode de Lowry *et al.* (1951) après extraction à la soude normale (1N). Les lipides totaux sont extraits dans un mélange de chloroforme et de méthanol (Bligh et Dyer, 1959) et analysés par la méthode de Marsh et Weinstein (1966). Les glucides et glycogène sont précipités dans l'éthanol à 99% et dosés par la méthode au folin phénol décrite par Dubois *et al.* (1956). Ces méthodes ont été précédemment décrites par Deslous-Paoli et Héral (1988).

### TRAITEMENTS STATISTIQUES

#### Croissance

De nombreux auteurs ont modélisé la croissance en longueur des bivalves par une fonction non linéaire, issue du modèle général de Von Bertalanffy (1938) :

$$L_f = L_{inf} [1 - \exp [-K (t - t_0)]] \quad (1)$$

Pauly et Gaschütz (1979) modifie ce modèle en y incluant une fonction sinusoïdale du temps. Cette transformation s'avère indispensable pour expliquer les croissances à forte saisonnalité :

$$L_f = L_{inf} [[1 - \exp [-K (t - t_0) + (CK/2p) \sin (t - t_s)]] \quad (2)$$

Appeldoorn (1987) définit un nouveau modèle dérivé de celui de Pauly et Gaschütz (1979). Basé sur le principe des modèles de marquage-recapture, cette formulation ne nécessite plus la connaissance de l'âge absolu des individus :

$$L_f = L_{inf} - (L_{inf} - L_i) \cdot \exp [-Kd + (CK/p) \sin (-pd) \cos (p(2t + d - 2M))] \quad (3)$$

Les variables sont :

$L_i$  = longueur de la coquille en millimètre à  $t$

$L_f$  = longueur de la coquille en millimètre à  $t+d$

$d$  = intervalle de temps entre deux dates de mesure

$t$  = jour de la mesure initiale exprimée en fraction d'année à partir du 1er Janvier.

Les paramètres à estimer sont :

$L_{inf}$  = longueur asymptotique

$K$  = paramètre de croissance

$C$  = Amplitude de l'oscillation

$M$  = Jour de la croissance maximale exprimée en fraction d'année à partir du 1er Janvier.

L'équation (3) peut être modifiée en une forme linéaire en  $K$  :

$$\ln [(L_{inf} - L_f) / (L_{inf} - L_i)] = K [-d + (C/p) \sin (-pd) \cos (p(2t + d - 2M))] \quad (4)$$

Schnute (1982) fournit une méthode par simplex pour l'estimation des paramètres d'équations non linéaires par la méthode des moindres carrés.

**Constituants biochimiques**

L'analyse de covariance est utilisée pour le traitement des évolutions de poids sec et des constituants biochimiques. Le modèle utilisé est le suivant :

$$Y_{ik} = (a+a_i)X_{ik} + (b+b_i) + e_{ik} \quad (5)$$

$Y_{ik}$  est le logarithme népérien du constituant étudié pour le facteur  $i$  et l'individu  $k$ , et  $X_{ik}$  le logarithme népérien de la longueur. Pour chaque facteur le nombre de modalités est  $p$ .

Les facteurs étudiés sont :

- la date  $i=1, p; p=14$
- la profondeur  $i=1, p; p=2$
- la densité  $i=1, p; p=3$

Ainsi, les coefficients des régressions linéaires sont calculés pour chaque modalité du facteur.

$$\text{La formule : } \frac{[SCE(6)-SCE(5)]/(2p-2)}{[SCE(5)](N-2p)}$$

suit une distribution de Fisher à  $(2p-2)$  et  $(N-2p)$  degrés de liberté.  $SCE(6)$  est la somme des carrés résiduelle du modèle réduit  $Y_k = aX_k + b + e_k$  (6) dérivé de (5) par l'hypothèse  $a_i = a_j = 0$ . Pour chaque facteur (date, profondeur, densité), la variable étudiée est recalculée par le modèle en fixant la longueur de coquille à 70 mm, taille moyenne mesurée au cours de l'expérience.

**RESULTATS****Croissance**

Les croissances observées sur le site sont présentées à la figure 3. La croissance apparaît plus forte sur les lots de taille initiale plus petite. On note une période de croissance entre Avril et Novembre lorsque la température de l'eau est au-dessus de 10°C (fig. 4). Un arrêt de croissance hivernal est observé de Décembre à Mars. Cette période correspond aux minima des températures enregistrées dans la baie pendant cette période. Une diminution de la longueur moyenne observée sur certains lots est à mettre en relation avec les mauvaises conditions climatiques pouvant entraîner la cassure d'une partie de la coquille dernièrement calcifiée.

**Modèle de croissance**

La forte tendance saisonnière de la croissance justifie l'emploi d'un modèle incluant une modulation de périodicité annuelle. La longueur asymptotique est prédéterminée à partir des mesures recueillies sur les 3 sites d'élevage et estimée à 120 mm. Dans la rivière Patuxent, seuls 5 % des huîtres possèdent une taille supérieure à la longueur asymptotique. Une estimation des paramètres  $K, C, M$  du modèle (3) est effectuée sur les 99 données disponibles. Le modèle permet une simulation de la croissance en longueur sur 10 ans (fig. 5). La taille de commercialisation de 76 mm est atteinte entre la 3ème et la 4ème saison de croissance. Le paramètre  $M = 0.59$  permet d'estimer la date de croissance maximale vers la fin du mois de Juillet. Cette date correspond aussi au maximum des températures enregistré pendant l'année 1989 sur le site (29°C).

**Effet profondeur et densité d'élevage**

Les paramètres  $L_{inf} = 119.2, C = 1.52, M = 0.59$  étant fixés pour le site, le modèle (4) permet la détermination du paramètre  $K$  pour chaque facteur. Les effets sont testés en comparant la somme des carrés résiduelle du modèle (4)  $Y_{ik} = (K+K_i)X_{ik} + e_{ik}$  avec celle du modèle réduit  $Y_k = KX_k + e_k$ . Le tableau 1 ne montre aucun effet significatif de la profondeur d'élevage ni de la densité sur la croissance en longueur des huîtres.

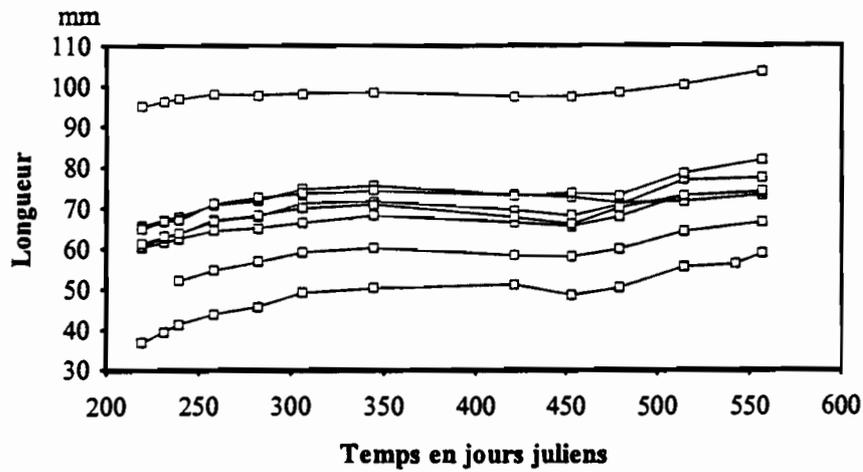


Figure 3. Croissances en longueur observées à Solomons en 1989-1990 (X est exprimé en jours juliens).

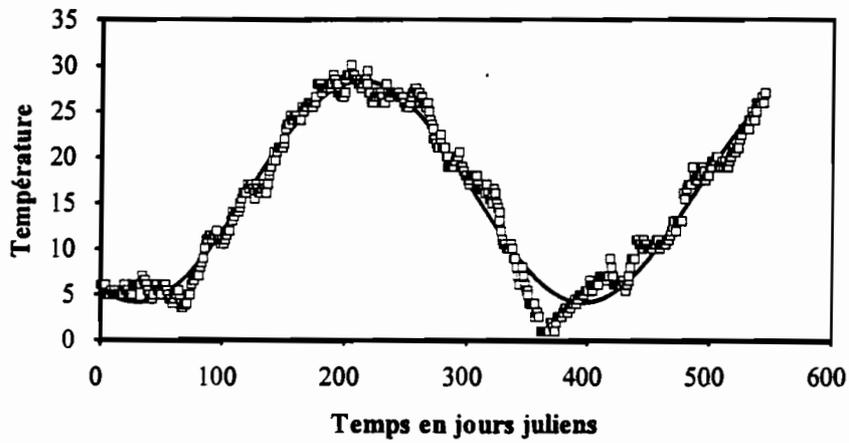


Figure 4. Température observée(°C) à la station CBL. X est exprimé en jours à partir du 1er janvier 1989. Modèle prédictif:  $T(^{\circ}C) = -12.1 \sin(2\pi t/365 + 1.068) + 16.22$ .

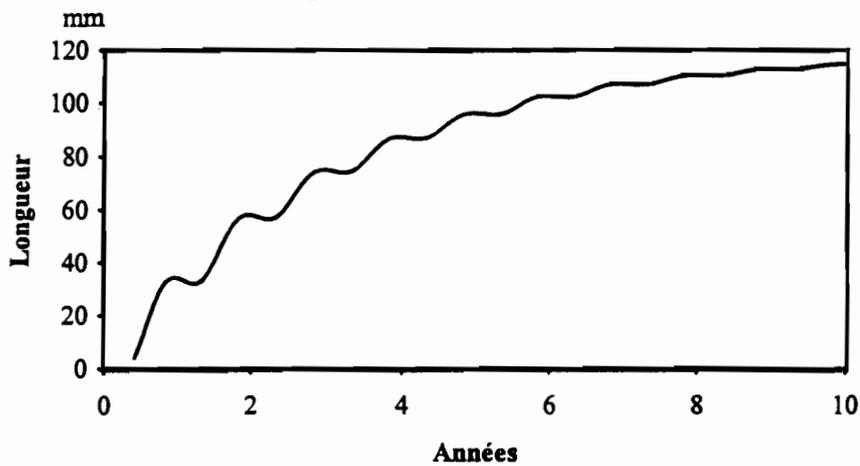


Figure 5. Simulation de la croissance en longueur à la station CBL. Linf=119.2, K=0.33; C=1.52; M=0.59; N=99; Somme des carrés résiduels=201.

EFFET	K	
SURFACE	0.32	
FOND	0.27	
PROFONDEUR		NS
DENSITE 220/M2	0.24	
DENSITE 360/M2	0.31	
DENSITE 660/M2	0.36	
DENSITE		NS

Tableau 1. Effets de la profondeur et de la densité sur la valeur du paramètre de croissance K.

**Constituants biochimiques**

Les analyses de covariance appliquées au poids sec et aux protéines, lipides, glucides et glycogène permettent de tester l'effet des différents facteurs. Des coefficients de régression sont produits pour chaque modalité du facteur. Ainsi, l'effet date de prélèvement sur le poids sec des huîtres est détaillé dans le tableau 2.

DATE	$\alpha+\alpha_i$	$\beta+\beta_i$	R <sup>2</sup>	Nb	Pr	De
16/07/89	2.00	-1.62	0.76	40	-	-
09/08/89	2.45	-3.54	0.80	105	S	S
21/08/89	2.57	-4.07	0.88	110	NS	S
29/08/89	2.58	-3.95	0.86	123	NS	S
20/09/89	2.65	-4.26	0.84	125	NS	S
10/10/89	2.66	-4.14	0.80	122	NS	S
06/11/89	2.69	-4.11	0.85	125	NS	S
14/12/89	2.51	-3.27	0.73	125	NS	S
26/02/89	2.66	-3.91	0.83	125	S	NS
28/03/89	2.57	-3.65	0.71	124	S	NS
26/04/90	3.08	-5.72	0.86	121	S	S
29/05/89	2.58	-3.64	0.66	73	S	NS
22/06/90	2.57	-3.97	0.61	30	S	-
16/07/90	2.49	-3.93	0.49	79	NS	S

Tableau 2. Paramètres de la régression Ln(poids sec)/Ln(longueur). Effet de la densité et de la profondeur d'élevage sur le poids sec.

	F
PROTEINES	3.99
LIPIDES	13.97
SUCRES TOTAUX	22.49
GLYCOGENE	11.89

Tableau 3. Effet de la date de prélèvement sur les différents constituants biochimiques. Prob[F(26;239)&gt;1.46]=0.05.

De même, une nette évolution saisonnière des constituants biochimiques est observée en particulier pour les lipides et les sucres (Tableau 3). Les coefficients de corrélation sont hautement significatifs. Les figures 6 et 7 montrent la reconstitution de l'évolution du poids sec des protéines

lipides glucides et glycogène pour une longueur constante (70 mm). Tous les constituants de la chair présentent une forte augmentation pendant la période automnale de septembre à décembre. Cet engraissement se situe juste après les faibles valeurs enregistrées pendant l'été, période de gamétogénèse et de ponte. Une ponte tardive est localisée entre le 20/08/89 et le 20/09/89. Le glycogène qui représente près de 80% des glucides en été et en début d'automne se stabilise dès le 10/10/89 au profit des sucres libres. Les données de poids sec disponibles en 90 montrent un léger

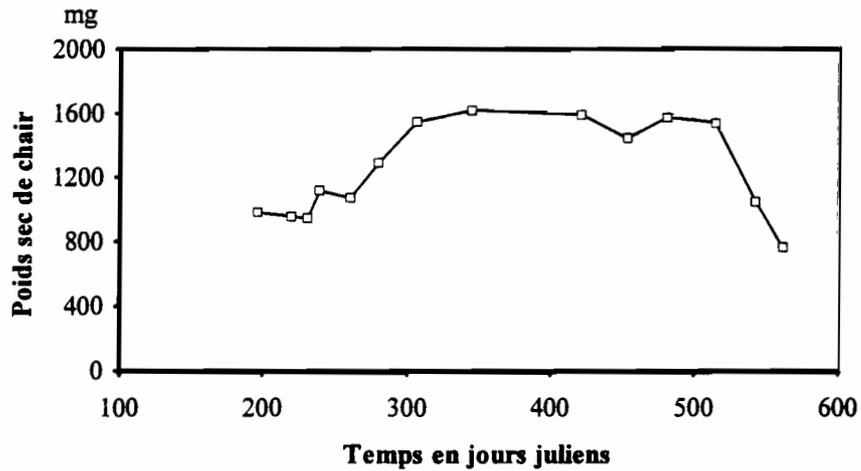


Figure 6. Evolution du poids sec à la station CBL pour une huître standard de 70 mm.

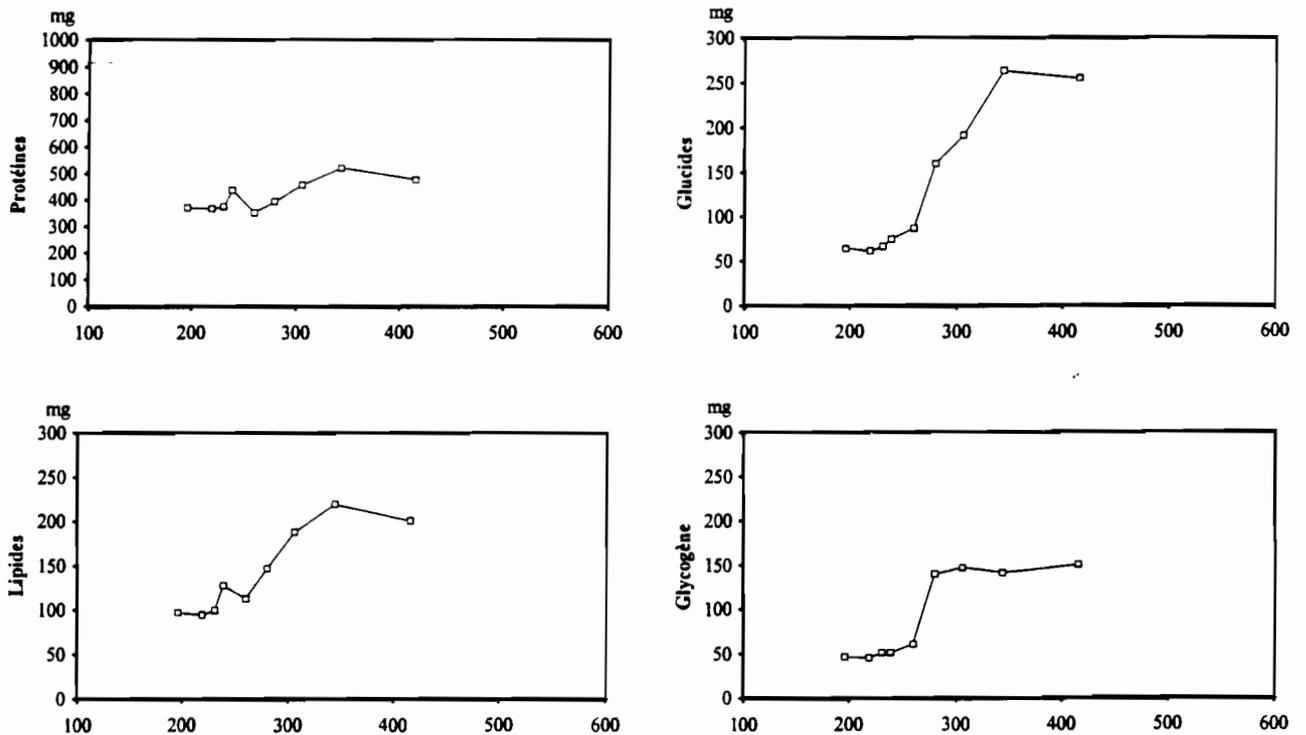


Figure 7. Evolution des constituants biochimiques à la station du CBL pour une huître standard de 70mm.

amaigrissement à la fin de l'hiver (28/03/90). Au printemps 1990, un faible engraissement permet le développement de la gamétogénèse et une ponte très importante dès le mois de Juin 1990. Le tableau 2 montre un effet significatif de la densité pendant la période d'engraissement de l'animal (automne), la densité la plus faible montrant l'accumulation la plus forte de réserves. Un engraissement préférentiel des huîtres de surface est observé au printemps au moment de la forte croissance de la coquille.

## DISCUSSION

L'évolution de la croissance de la coquille de l'huître américaine *Crassostrea virginica* dans la baie de Chesapeake a été préalablement décrite par Beaven (1950, 1953), Shaw (1972) et Paynter et Dimichele (1990). Jusqu'à présent, seules les modélisations effectuées par McHugh et Andrews (1987) selon la méthode de Walford (1946) et Abbe (1987) selon un modèle exponentiel, sont disponibles. Le modèle présenté ici permet de suivre correctement l'évolution ainsi que la date de la croissance maximale de coquille (M).

Aucun effet de la densité ni de la profondeur n'ont été observé sur l'évolution de la croissance de la coquille qui apparaît principalement corrélée à la température. Par contre, l'évolution du poids de chair sèche comme celle des constituants biochimiques est généralement considérée comme une fonction de la quantité de nourriture disponible par individu (Gouletquer et Bacher, 1989; Héral *et al.*, 1987). Les variations spatio-temporelles de la nourriture (date, profondeur) affectent les performances de croissance de l'huître, également fonction de la densité d'élevage. Pendant la période expérimentale, on observe une forte augmentation du poids sec en période printanière et automnale, accompagnée par un accroissement simultané des lipides et du glycogène jusqu'en décembre. Un très faible amaigrissement est observé en hiver, associé à une transformation des lipides en sucres libres. De plus le gain en poids sec, consécutif à la ponte, est très rapide, comme l'ont déjà signalé Kennedy et Krantz (1982). Ces éléments démontrent que la capacité trophique du milieu est élevée tout au long de l'année et ne semble pas constituer un facteur limitant la croissance des huîtres, contrôlée par le cycle thermique. Par opposition, la capacité spécifique d'un écosystème comme celui de Marennes-Oléron induit de forts amaigrissements associés à des pertes très marquées de lipides et de sucres en période automnale et hivernale (Deslous-Paoli et Héral, 1988). Par ailleurs, à la différence de Abbe et Sanders (1988), dans la partie amont de la rivière Patuxent, sensible aux fortes variations de température et de salinité, aucune tendance à l'amaigrissement n'a été observée pendant la période expérimentale. En outre, lors de ces expériences, la mortalité cumulée est restée très faible (<10%), liée à l'absence de parasites du type MSX et *Perkinsus marinus* (Krantz, comm. pers.). Toutefois, l'expérimentation a permis de mettre en évidence à une échelle plus fine, des effets significatifs de la profondeur et de la densité d'élevage sur l'évolution du poids de chair sèche. Plusieurs hypothèses qui nécessiteraient des études complémentaires peuvent être proposées pour expliquer ces différences. Elles peuvent être liées à des modifications de la courantologie, de la nourriture disponible, de la charge particulière près du fond et de la combinaison des trois.

La première hypothèse tient compte de l'évolution des courants sur le site expérimental. Pour une concentration de nourriture assimilable égale, c'est le taux de renouvellement de la nourriture et de l'évolution spatio-temporelle de la vitesse du courant qui peuvent expliquer les différences observées. Selon Beaven (1950, 1953), le site est caractérisé par de faibles courants confirmés par Kincaid et Olson (1988) qui décrivent une variabilité annuelle de la vitesse du courant de 5 à 50  $\text{cm.s}^{-1}$  dans la rivière Patuxent.

La seconde hypothèse tient compte de la quantité de nourriture. En période automnale (août-décembre), la nourriture assimilable serait distribuée de façon homogène dans la colonne d'eau mais serait en concentration plus restreinte qu'au printemps. Un effet de la densité d'élevage sur le poids de chair sèche est alors noté, sans effet de la profondeur. Par contre, en période hivernale et printanière (Février-Juin), la quantité (phytoplancton) et la qualité (% de manière minérale) de

nourriture assimilable ne serait pas distribuée de façon homogène dans la colonne d'eau. Ceci induit un effet de la profondeur d'élevage sur la croissance. Pendant le bloom phytoplanctonique printanier, l'effet de la densité est limité par la forte quantité de nourriture disponible alors qu'il existe un gradient de concentration du phytoplancton en période de bloom en fonction de la profondeur (E.P.A., 1989, comm. pers.). La plus forte concentration est située dans les 3 premiers mètres, près de la surface.

Pour l'aménagement de la pêcherie d'huîtres, plusieurs remarques peuvent être formulées. La forte variabilité de la période de ponte entre 1989 et 1990 implique une flexibilité importante du programme de captage dans la détermination des périodes adéquates de semis de coquilles. Cette hypothèse est confirmée par de récents suivis expérimentaux de captage (Gouletquer, 1990).

L'établissement d'un modèle de pêche nécessite l'utilisation d'une courbe de croissance représentative du potentiel de la population d'huîtres. Si la longueur asymptotique ( $L_{inf}$ ) de 120 mm semble représentative de la population étudiée et de celle observée sur les bancs naturels de la rivière Patuxent, il n'en va pas de même dans d'autres secteurs de la baie de Chesapeake. Des longueurs de plus de 170 mm ont été observées dans le cadre de l'estimation des stocks d'huîtres de la rivière Choptank (Gouletquer, 1990). Kent (1988) cite également des longueurs de 250 mm. Ceci peut résulter, soit de l'existence de sous-populations au potentiel génétique de croissance supérieur (Paynter 1988), soit d'un environnement plus favorable en terme de croissance ou de survie pour les individus les plus âgés.

Un aménagement global de la population d'huîtres de la baie nécessiterait donc au préalable une comparaison des courbes de croissance en fonction des différents secteurs de production. Une telle étude peut être effectuée dans un cadre expérimental similaire à celui-ci ou bien par une approche de dynamique de population (analyse de cohorte) basée sur un suivi pluriannuel des bancs lors des programmes d'évaluation des stocks.

#### BIBLIOGRAPHIE

- Abbe G., 1987. Lecture notes on coastal and estuarine studies. In : *Ecological studies in the middle reach of Chesapeake Bay* (K.L. Heck Jr. editor) : 142-166. Springer Verlag.
- Abbe G. & Sanders S., 1988. Rapid decline in oyster condition in the Patuxent River, Maryland. *Journal of Shellfish Research*, 7(1) : 57-59.
- Appeldoorn R.S., 1987. Modification of a seasonally oscillating growth function for use with mark-recapture data. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 43 : 194-198.
- Beaven G.F., 1950. Growth observations of oysters held on trays at Solomons Island, Maryland. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, 38 : 43-49.
- Beaven G.F., 1953. Some observations on rate of growth on oysters in the Maryland area. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, 43 : 90-98.
- Bertalanffy L. von, 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II) *Human Biology*, 10 : 181-213.
- Bligh E. & Dyer W., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*, 37 : 911-914.
- Deslous-Paoli J.M. & Héral M., 1988. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquatic Living Resources*, 1 : 239-249.
- Gouletquer P., 1990. Rehabilitation of the Maryland Industry. UMCEES/CBL 90-131 : 11-22.
- Gouletquer P. & Bacher C., 1988. Empirical modelling of the growth of *Ruditapes philippinarum* by means of non linear regression on factorial coordinates. *Aquatic Living Resources*, 1 : 141-154.
- Héral M., Deslous-Paoli J.M., Prou J., & Razet D., 1987. Relations entre la nourriture disponible et la production de mollusques en milieu estuarien : variabilité temporelle de la colonne d'eau. *Haliotis*, 16 : 149-158.
- Héral M., Rothschild B.J. & Gouletquer P., 1990. Decline of Oyster Production in the Maryland Portion of the Chesapeake Bay. *I.C.E.S., CM 1990/K* : 20, 37 p.

- Kennedy V.S. & Breisch L.L., 1981. Maryland's oysters : Research and Management, Maryland Sea Grant. 286 p.
- Kennedy V. & Krantz L., 1982. Comparative gametogenic and spawning patterns of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin) in central Chesapeake bay. *Journal of Shellfish Research*, 2 : 133-140.
- Kent B., 1988. Making dead oysters talk. Maryland Historical Trust, 107 p.
- Kincaid C., Olson P. & Wang H., 1988. A numerical investigation of circulation and salt distribution in the Patuxent River Estuary. In : Understanding the Estuary : Advances in Chesapeake Bay Research. US EPA. CBP/TRS 24/88 : 323-351.
- Lowry O., Roseborough N., Farrand L. & Randall R., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *Journal of biological chemistry*, 193 : 263-275.
- McHugh J.L. & Andrews J.D., 1955. Computation of oysters yields in Virginia. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*, 45 : 217-239.
- MacKenzie C.L., 1983. To increase oyster production in the Northeastern United States. *Mar. Fish. Review*, 45(3) : 1-22.
- Marsh J. & Weinstein D., 1966. Simple charring method for determination of lipid. *Journal of Lipid Research*, 7 : 574-576.
- Pauly D. & Gaschütz G., 1979. A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators. I.C.E.S. CM 1979/G : 24. Demersal Fish.Ctte., 26 p.
- Paynter K., 1988. Genetic analysis of oysters that grow at different rates. In : Understanding the Estuary : Advances in Chesapeake Bay Research. US EPA. CBP/TRS 24/88 : 38.
- Paynter K.T. & Dimichele L., 1990. Growth of tray-cultured oysters (*C. virginica*, Gmelin) in Chesapeake Bay. *Aquaculture*, 87 : 289-297.
- Shaw W.N., 1966a. Advances in off-bottom culture of oysters. *Proc. Gulf. Carib. Fish. Inst.* 19 : 108-115.
- Shaw W.N., 1966b. The growth and mortality of seed oysters, *Crassostrea virginica*, from Broad Creek, Chesapeake Bay, MD, in high and low-salinity waters. *Proceedings of the national Shellfisheries Association*, 56 : 59-63.
- Shaw W.N., 1972. An off-bottom oyster culture demonstration at Oxford, Maryland. *Proceedings of the national Shellfisheries Association*, 62 : 7.
- Schnute J., 1982. A manual for easy non linear parameter estimation in fishery research with interactive microcomputer program. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, L, ISSN 0706-6457, 131 p.
- Walford L.A., 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biological Bulletin*, 90(2) : 141-147.